

А 15 465

На правах рукописи



САЛИМОВ Руслан Миннижанович

**ОКРАСОЧНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ СИНАНТРОПНЫХ СИЗЫХ
ГОЛУБЕЙ УРАЛА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2008

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Рябицев Вадим Константинович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Васильев Алексей Геннадьевич,
Институт экологии растений и животных
УрО РАН,
кандидат биологических наук, доцент
Амеличев Виктор Николаевич,
Специализированный учебно-научный
центр УрГУ.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ



0000730825

Ведущая организация - Пермский государственный университет

Защита состоится « 14 » 10 2008 г. в « 13 » часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56. Адрес сайта Института: <http://ipae.uran.ru>

E-mail: common@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан « 12 » 09 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук

Нифонтова М.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Полиморфизм в природе встречается у довольно большого числа видов животных, в том числе у синантропной формы сизого голубя (*Columba livia* J.F. Gmelin, 1789). У голубей, обитающих в населенных пунктах, наблюдается полиморфизм по различным морфологическим признакам, особенностям трофического поведения и некоторым другим биологическим характеристикам, но наиболее резко выраженным является полиморфизм окраски. В «диких» природных популяциях полиморфизм, характерный для городских птиц, не обнаружен (Домбровский, Гричик, 1994; Экологические особенности..., 1996; Обухова, 2001).

Полиморфизм окраски изучался у двуточечной божьей коровки — *Adalia bipunctata* (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Сергиевский, 1985; Яблоков, Ларина, 1985; Яблоков, 1987; Захаров, 1997), брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (Сергиевский, 1987; Популяционная фенетика брюхоногих..., 1997), домашней курицы — *Gallus gallus* (Серебровский, 1976), турухтана — *Philomachus pugnax* (Добринский, 1981) и у многих других видов. Достаточно большое количество работ посвящено исследованиям полиморфизма окраски оперения у сизых голубей. При этом одни исследователи работали с голубями одного-двух населённых пунктов (Домбровский, Гричик, 1994; Экологические особенности..., 1996; Ваничева, 1997). Другие занимались изучением отдельных корреляционных связей окраски с эколого-физиологическими и поведенческими особенностями птиц (Москвитин, Ксенц, 1982; Ксенц, 1983; Ксенц, Москвитин, 1985, 1989; Ксенц, Москвитин, Ксенц, 1985, 1987; Ксенц и др., 1990). Третьи исследовали окрасочный полиморфизм голубей на территории Евразии, но с меньшей степенью детальности на Урале и в азиатской части (Обухова, 2001; Обухова, 2007).

До наших исследований (Салимов, 2004; Рязанова, Салимов, 2005; Салимов, 2005а, б, в; 2006а, б, в, г, д; 2007; Салимов и др., 2007) информация по полиморфизму голубей Урала и сопредельных территорий почти отсутствовала. Не было известно, имеются ли какие-либо географические закономерности в распределении частот окрасочных морф голубей на территории Уральского региона. Также представлялось интересным выяснить, в какой степени в обследуемом регионе выражена взаимосвязь между окрасочной морфой с принадлежностью птицы к определённой

ной трофической группе, существует ли сезонная динамика частот морф и в какой мере проявляются различия у голубей из разных мест крупного населённого пункта (структурированность в пределах мегаполиса).

Цель и задачи исследования. Цель работы — оценка окрасочного полиморфизма синантропных сизых голубей, выявление его связи с географическим распространением вида и возможным воздействием факторов среды в Уральском регионе.

Перед нами стояли следующие задачи:

1. Изучить соотношение окрасочных фенотипов сизых голубей в ряде населённых пунктов Предуралья, на Урале и Западной Сибири
2. Оценить сезонную динамику соотношения морф
3. Произвести сравнение внутригородских группировок голубей в отношении полиморфизма окраски
4. Изучить полиморфизм окраски у голубей разных трофических групп

Научная новизна работы. В подавляющем большинстве населённых пунктов материал по полиморфизму сизых голубей собран впервые. Впервые определены феногеографические особенности распределения окрасочных фенотипов на территории Урала и сопредельных территорий, вычислены частоты окрасочных генов и выяснены особенности их географического распределения в обследованном регионе. При выполнении работы обнаружены различия в проявлении полиморфизма окраски между голубями из населённых пунктов европейской и азиатской частей района исследований. Впервые оценивали сезонную динамику частот окрасочных морф. Впервые для Уральского региона проведено сравнение разных трофических групп голубей в отношении полиморфизма окраски.

Практическая значимость. Материалы, собранные в ходе выполнения диссертации, используются в качестве примеров при проведении семинарских занятий и чтении курса лекций по генетике студентам-биологам на естественно-технологическом факультете ЧГПУ, а также на занятиях с одарёнными школьниками по курсу «Школа исследователя» в Центре развития творчества детей и юношества «Одарённость и технологии» г. Екатеринбурга.

Полученные результаты могут быть использованы при организации системы мониторинга состояния городской среды.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Обнаружены достоверные различия по частотам окрасочных фенотипов между голубями востока Европейской части России и запада Северной Азии.
2. У сизых голубей городов Челябинска, Каменска-Уральского и Екатеринбурга отсутствуют сезонные различия по частотам окрасочных морф.
3. Голуби из трофических групп «собирателей» и «мусорщиков» сходны по частотам окрасочных морф.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на следующих научных конференциях. В 2005 г.: в г. Екатеринбурге на молодёжной конференции «Экология от генов до экосистем». В 2006 г.: в г. Ставрополе на Международной XII Орнитологической конференции «Орнитологические исследования в Северной Евразии», в г. Екатеринбурге на конференции «Демидовские чтения на Урале» и на молодёжной конференции «Экология в меняющемся мире». В 2007 г.: в г. Екатеринбурге на конференции молодых учёных «От Арктики до Антарктики». В 2008 г.: в г. Ульяновске на конференции XXII Любимцевские чтения: Современные проблемы эволюции, в г. Екатеринбурге на конференции молодых учёных «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ, из них статей в изданиях, рекомендованных ВАК, — 2.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 199 страницах и состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложений. Список литературы включает 147 источников, в том числе 20 на иностранных языках. Основной текст содержит 14 таблиц, 31 рисунок, 14 фотографий. В 25 приложений вынесены 4 таблицы и 69 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Проведён критический анализ состояния проблемы. Сформулированы актуальность исследования, научная новизна, практическая значимость, перечень базисных положений выносимых на защиту, обоснованы основная цель и задачи работы.

ГЛАВА 1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЯ — СИЗОГО ГОЛУБЯ И ЕГО ОКРАСОЧНОГО ПОЛИМОРФИЗМА

1.1. Общая характеристика объекта

1.1.1. Формы сизого голубя и его распространение

Сизый голубь встречается во многих населённых пунктах и характеризуется широким спектром изменчивости по различным морфологическим признакам. В разделе представлено краткое описание «дикий» (природной), синантропной (полудикой) и домашней форм сизого голубя.

1.1.2. Возможные пути происхождения синантропных популяций сизых голубей

В разделе рассматриваются возможные пути происхождения синантропных населений сизых голубей. Первый путь — возникновение популяции на основе одичавших домашних голубей, второй — при вселении в города птиц из природных популяций, и третий — в ходе расселения голубей синантропной формы. В северных населённых пунктах популяции возникали, скорее всего, первым и третьим путями. В более южных регионах — там, где встречаются «дикие» сизые голуби, возникновение синантропных популяций могло происходить по любому из трёх вариантов или же их совмещением.

1.1.3. Размножение сизых голубей. Особенности размножения синантропной формы

Раздел посвящен рассмотрению особенностей размножения сизых голубей в синантропных условиях.

1.1.4. Некоторые биологические и экологические особенности синантропной формы

У сизого голубя при становлении его синантропной формы в некоторой степени изменились видовые поведенческие стереотипы. В городах голуби освоили новые трофические ниши. Собиратели предпочитают питаться на остановках городского транспорта, на улицах и на рынках. Питаются семечками, пшеном, орехами, крошками хлеба. Мусорщики питаются пищевыми отходами, залетая в мусорные баки. Оперение у них часто грязное и слипшиеся из-за того, что птицы постоянно роются в пищевых отходах. Зернояды питаются на полях или на элевато-

рах, зерноскладах и мукомольных заводах. Оперение у зерноядов всегда чистое, как и у собирателей.

Внешний облик синантропных сизых голубей отличается от внешнего облика птиц природных популяций этого вида. В первую очередь бросается в глаза полиморфизм окраски в синантропных стаях. Более подробное изучение обнаруживает наличие широкого спектра изменчивости по различным признакам у синантропных голубей по сравнению с «дикими». Существование более широкого спектра изменчивости в синантропных стаях, видимо, связано не только происхождением таких *Columba livia* от домашних пород, но и вызвано различиями в специализации у разных групп сизых голубей, позволяющей противостоять изменениям окружающей среды, поскольку синантропная среда во многих отношениях более разнообразна, чем местообитания «диких» голубей. Кроме того, более широкая изменчивость вида может наблюдаться в более оптимальных условиях, чем в менее оптимальных (Майр, 1968; Новожинов, 1977).

1.2. Полиморфизм окраски в популяциях сизых голубей

У сизых голубей окраска оперения наследуется (Vogel, 1980; Peterfi, 1982; Феррианц, 1985; Miller, 1997; Mosca, 2000), и в окраске оперения у синантропных голубей со временем не происходит изменений (Mosca, 2000), так же, как это бывает у отдельных видов птиц, например у тулеса (*Pluvialis squatarola*) (Рябицев, 1998). Поэтому окрасочный полиморфизм голубей может быть отнесён к категории генетического полиморфизма, а не полифенизма (Майр, 1968).

1.2.1. Генетика отдельных морфологических признаков синантропных сизых голубей

В данном разделе рассмотрены особенности наследования различных окрасок оперения и структурных перьевых образований у голубей. Изменчивость окраски и структуры оперения проиллюстрирована фотографиями и рисунками.

1.2.2. Выделение окрасочных морф у сизого голубя

Всех синантропных голубей по признаку окраски оперения можно разделить на три группы: сизые (с окраской дикого типа), чёрночеканные и «абберранты». «Абберранты» обладают необычными и относительно редкими расцветками оперения. Они похожи по окраске на голубей домашних пород. К «абберрантам» в данной

работе отнесены птицы красной, меланистической, пегой морф и особи с очень редко встречающимися вариантами окраски (прочие).

1.2.3. Возможные механизмы поддержания полиморфизма в синантропных популяциях сизых голубей

Раздел посвящен обзору литературных данных о возможных механизмах, обеспечивающих поддержание полиморфизма окраски у синантропных сизых голубей.

ГЛАВА 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Район проведения исследований

Сбор материала проводился в 42 населённых пунктах на территории Оренбургской, Челябинской, Курганской, Кировской, Пермской, Свердловской, Тюменской областей, республик Башкортостан, Татарстан, Удмуртия, Коми, Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов.

2.2. Время проведения работ

Сборы материала для исследований проведены с января 2005 г. по август 2007 г.

2.3. Особенности проведения учётов и наблюдений в популяциях сизых голубей

Учеты и наблюдения проводили по местам скоплений сизых голубей в дневное время. В работе использовали методику выделения окрасочных морф голубей, описанную в работе Л.К. Ваничевой с соавторами (Экологические особенности..., 1996) и Л.К. Ваничевой (1997). Окрасочные морфы определены у 40803 особей.

2.4. Статистическая обработка данных

Степень фенотипического сходства голубей разных населённых пунктов оценивали при помощи расстояния Кавалли-Сфорца и Эдвардса (Животовский, 1991; Реализация морфологического..., 2004). Матрицы расстояний обрабатывали методами кластерного анализа. Для выявления значимости различий между выборками использовали критерий хи-квадрат (Лакин, 1990; Животовский 1991). Наличие связи между частотами отдельных окрасочных фенотипов определяли с помощью коэффициента корреляции (r Спирмена). Расчёты по вычислению коэффициента корреляции в проводили в программе Statistica 5.5 (StatSoft, Inc., 1984–2002).

2.5. О некоторых специфических терминах используемых в голубеводстве для обозначения отдельных характеристик у *Columba livia*

Приведен список некоторых голубеводческих терминов, использованных при написании данной работы.

ГЛАВА 3. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ У СИЗЫХ ГОЛУБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ НАСЕЛЁННЫХ ПУНКТОВ ПРЕДУРАЛЬЯ, УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В главе представлены данные по географической изменчивости окраски синантропных сизых голубей, собранные на территории востока Европейской части России и запада Северной Азии.

3.1. Изменчивость окраски голубей в обследованных населённых пунктах

Оренбургская область. Исследования проводились в шести населённых пунктах: г. Бузулук, г. Соль-Илецк, п. Акбулак, г. Оренбург, г. Кувандык и г. Орск. Обнаружена относительно низкая доля птиц с сизой окраской — не более 5% и высокая — с чёрночеканной — от 82% до 92%. Доля «аберрантов» в Бузулуке, Соль-Илецке и г. Оренбурге не превышает 7%, а в Акбулаке и Кувандыке она несколько выше — 13% (рис. 1).

Республика Башкортостан. Наблюдения в данном регионе проведены в трёх городах — Салавате, Стерлитамаке и в Уфе. В обследованных городах доля сизых не превышает — 3%, а «аберрантов» — 7%. По фенотипическому составу выборки голубей из Башкирии очень сходны с выборками голубей из Оренбургской области, особенно с выборками Бузулука, Соль-Илецка и Оренбурга. Это сходство хорошо демонстрирует дендрограмма, полученная при кластерном анализе (рис. 2). Сравнение выборок из Башкирии показало отсутствие значимых различий между голубями г. Уфы и г. Стерлитамака. В этих двух городах наблюдается наиболее высокая частота черночеканных голубей — 95%.

Челябинская область. Исследования проведены в 7 населённых пунктах: г. Магнитогорск, с. Обручевка, заповедник Аркаим, с. Варшавка, г. Челябинск, г. Верхний Уфалей и с. Усть-Багаряк. В обследованных нами городах и сельских поселениях Челябинской области среди сизых голубей частота черночеканной морфы была ниже (59–74%), а сизой — выше (6–24%), чем в других регионах Южного

Урала — Оренбургской области и Республике Башкортостан. Наиболее высокие значения частот «абберантов» по области (и вообще по Южному Уралу) наблюдались в Аркаиме, Варшавке и Челябинске — 24–26%. Для обрuchевской и аркаимской выборки характерна наиболее высокая частота красной морфы — 9–10%. Среди голубей с. Варшавки обнаружена самая высокая частота меланистической морфы — 17%. В других обследованных нами населённых пунктах на всей территории региона исследований доля чёрных особей была ниже, или же меланисты не были встречены.

Курганская область. Изучали сизых голубей в четырех населённых пунктах: с. Озёрное, с. Звериноголовское, г. Курган и с. Садовое. Обнаружили большее сходство голубей Курганской области с голубями Челябинской области, чем с голубями Оренбургской области и Башкирии (рис. 1).

Киров. Обнаружено, что относительно близкое сходство с голубями г. Кирова имеют голуби Оренбургской области (особенно городов Бузулук, Соль-Илецк, и Оренбург) и Башкирии (рис. 1). В составе «абберантов» (5%) здесь при проведении учёта не были обнаружены чёрные особи, хотя в питомниках голубеводов среди домашних пород меланисты попадались в довольно большом числе.

Республика Удмуртия. Исследования проводились в городах Можга, Ижевск и Воткинск. В Можге и Ижевске доля чёрночеканных — 94–95%, а в Воткинске — 90%. Доля сизых соответственно 4% и 10%. Ни в одном городе не встречены голуби меланистической морфы. Голуби красной морфы не обнаружены в г. Ижевске и в г. Воткинске. В г. Воткинске не обнаружено ни одной особи с абберантной окраской. В г. Можге из встреченных на учете 169 голубей только две особи относились к категории «абберантов»: одна — к красной, а другая — к пегой морфам. По устным сообщениям местных орнитологов, красная и меланистическая морфы голубей исчезли, а доля пегих особей резко снизилась в Удмуртии после эпизоотии парамиксовирусной инфекции, прошедшей примерно 5–6 лет назад (Салимов, 2006д). Вероятно, это указывает на меньшую устойчивость голубей данных морф к парамиксовирусной инфекции по сравнению с основными морфами.

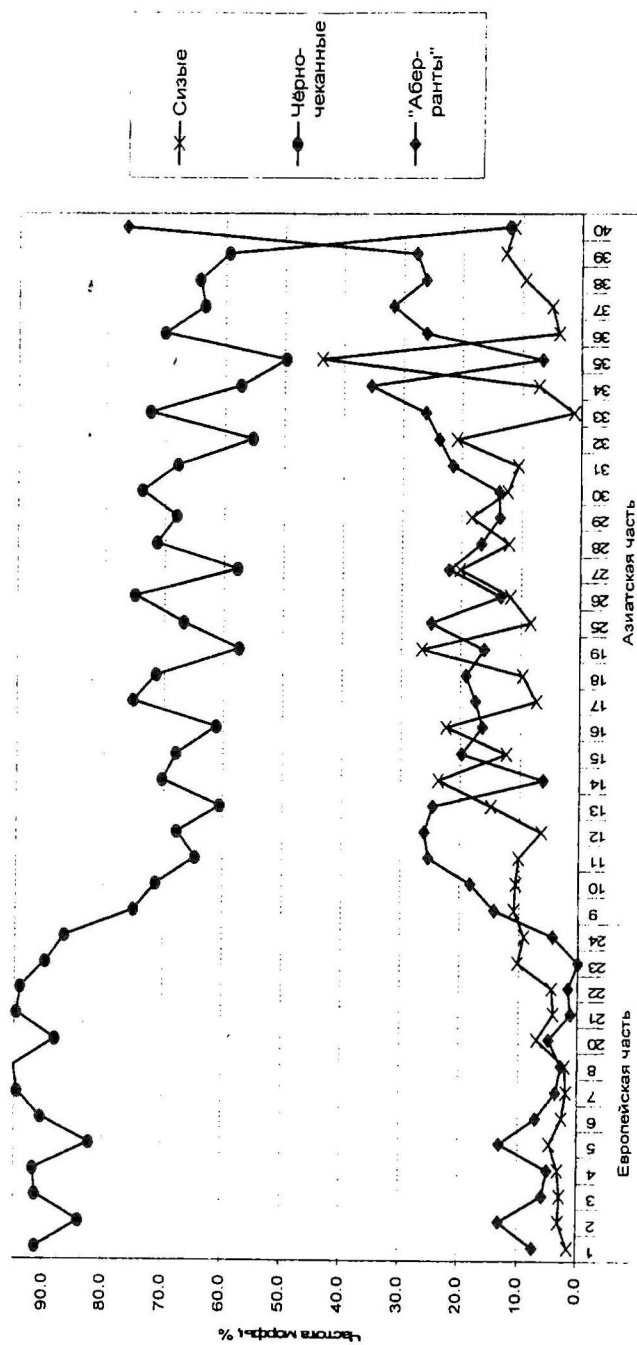


Рис. 1. Частоты основных морф и «абберантов» среди синантропных сизых голубей в населённых пунктах Урала и сопредельных территорий:

1 – Бузулук, 2 – Соль-Илецк, 3 – Акбулак, 4 – Оренбург, 5 – Куванлык, 6 – Салават, 7 – Стерлитамак, 8 – Уфа, 9 – Магнитогорск, 10 – Обручевка, 11 – Аркаим, 12 – Варшава, 13 – Челябинск, 14 – Верхний Уфалей, 15 – Усть-Багаряк, 16 – Озёрное, 17 – Звериноголовское, 18 – Курган, 19 – Садовое, 20 – Киров, 21 – Можга, 22 – Ижевск, 23 – Воткинск, 24 – Пермь, 25 – Полевской, 26 – Екатеринбург, 27 – Каменск-Уральский, 28 – Нижний Тагил, 29 – Серов, 30 – Ивдель, 31 – Тюмень, 32 – Тобольск, 33 – Югорск, 34 – Советский, 35 – Нягань, 36 – Ханты-Мансийск, 37 – Пыть-Ях, 38 – Сургут, 39 – Воркута, 40 – Лабитнанги

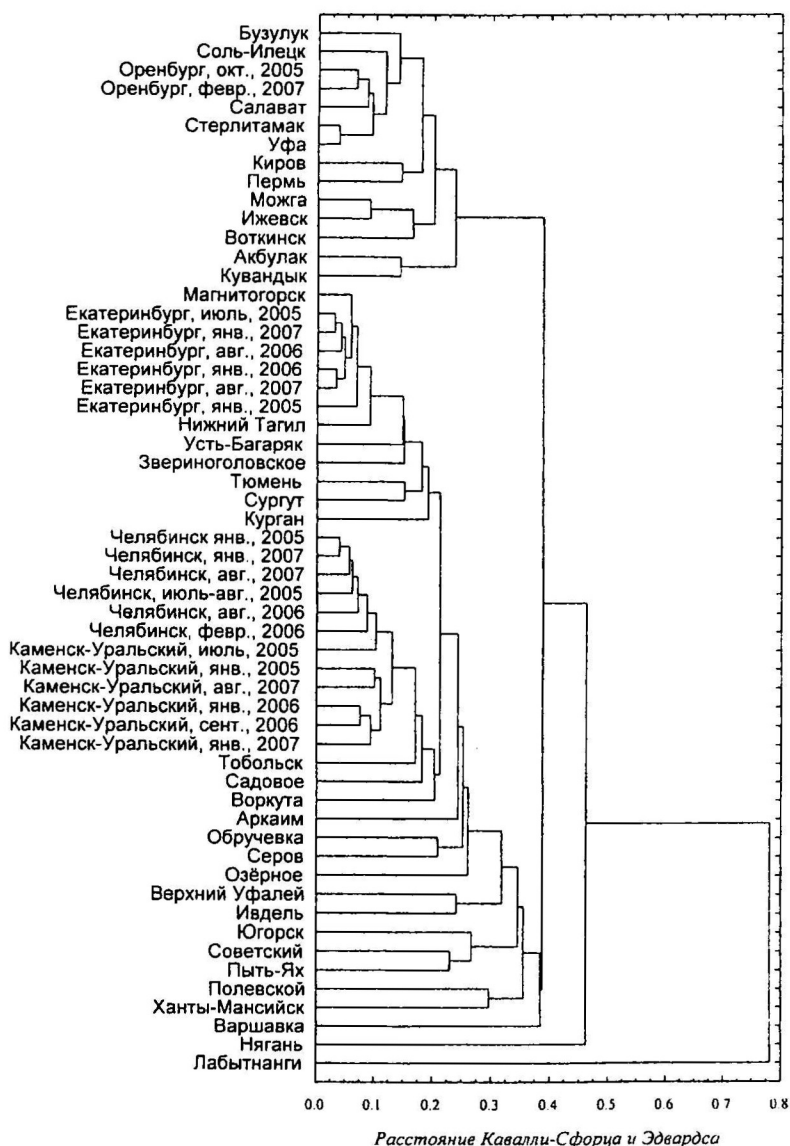


Рис. 2. Кластерный анализ (UPGMA) матрицы расстояний Кавалли-Сфорца и Эдвардса между выборками сизых голубей Урала и сопредельных территорий

Агрыз (Республика Татарстан). Результат учета указывает, что фенотипический состав голубей этого города и Удмуртии имеют сходство.

Пермь. Население голубей г. Перми по частотам морф больше сходно с населением голубей Оренбургской области и Республики Башкортостан, хотя пермские голуби отличаются несколько более высокой частотой особей сизой окраски — 9%. Ещё более сильное сходство наблюдается между голубями г. Перми и г. Кирова (рис. 1), и при их сравнении мы не обнаружили значимых различий в отношении полиморфизма окраски.

Свердловская область. Были обследованы города Полевской, Екатеринбург, Каменск-Уральский, Нижний Тагил, Серов и Ивдель. При сравнении выборок голубей из перечисленных пунктов Свердловской области нами обнаружено относительно близкое сходство их между собой и с выборками из Челябинской и Курганской областей (рис. 1). Голуби г. Екатеринбурга по частотам окрасочных морф показали близкое сходство с голубями г. Кургана и г. Магнитогорска. При сравнении голубей из этих трёх городов значимых различий не выявили. Выделяются голуби г. Каменска-Уральского наиболее низкой долей чёрночеканной и наиболее высокой частотой сизой и меланистической морф.

Тюменская область. Исследования проведены в г. Тюмени, г. Тобольске, населённых пунктах Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов (ХМАО и ЯНАО). Сизые голуби городов Тюменской области по частотам окрасочных фенотипов в целом больше сходны с голубями восточной части Урала (Челябинская, Курганская и Свердловская области). Голуби г. Тюмени обнаруживают очень близкое сходство с голубями г. Кургана, а голуби г. Тобольска – с голубями г. Каменска-Уральского (различия незначимы).

ХМАО. Исследования проводились в следующих шести городах округа: Югорск, Советский, Нягань, Ханты-Мансийск, Пыть-Ях и Сургут. Группировки сизых голубей из этих городов довольно разнородны по составу.

Необычным фенотипическим составом выделяются голуби г. Нягани (рис. 1). В этом городе очень высокая частота сизой морфы — 44%. Во всех других населённых пунктах Урала и сопредельных территорий частота особей сизой окраски всегда была ниже, чем в г. Нягани, и не превышала 30%. Среди полудиких голубей

г. Нягани 15–20% особей обладали признаком «оперённые ноги». У таких экземпляров степень проявления признака варьировала. По остальным морфологическим характеристикам такие особи визуально ничем не отличались от других синантропных голубей. В других обследованных нами населённых пунктах среди сизых голубей особи с оперёнными ногами отсутствовали или попадались довольно редко.

В г. Сургуте, в выборке из 1093 голубей 7 особей были чубатыми (Салимов, 2006в), и форма чуба у всех семерых была одного типа — «острый чуб». Во всех других обследованных населённых пунктах чубатые особи были встречены только в г. Лабытнанги (см. ниже), в с. Варшавка (1 особь) и в г. Челябинске (2 особи за всё время учётов).

В городах ХМАО, за исключением г. Нягани, наблюдаются довольно высокие частоты голубей абберантных окрасок — 26–35%. По данным Н.Ю. Обуховой (2001), относительно высокие частоты особей уклоняющихся окрасок характерны для сравнительно молодых популяций голубей с недавней историей происхождения. Относительно высокие частоты голубей с абберантными окрасками в городах Югорск, Советский, Ханты-Мансийск, Пыть-Ях, Сургут и довольно высокая доля особей с оперёнными ногами среди голубей г. Нягани, вероятно, указывают на недавнее происхождение населения сизых голубей этих городов. Кроме того, подтверждают это результаты опроса местных жителей, специально занимающихся кормлением птиц на улицах г. Нягани, утверждающих, что голуби появились здесь примерно 20 лет назад.

ЯНАО. Изучение полиморфизма сизых голубей проводилось в г. Лабытнанги. В этом городе синантропные сизые голуби появились недавно при одичании небольшой группы (около 10 особей) домашних голубей в 2002 г. (Пасхальный, 2004а, б; Пасхальный, устное сообщение). Население сизых голубей г. Лабытнанги очень необычно по фенотипическому составу. Все свободноживущие голуби, которых мы наблюдали, обладали признаками домашних пород. У одних особей укороченный клюв, у других — чубы на голове, у третьих — оперённые ноги, у четвертых — необычная окраска, как у декоративных пород. Из 175 голубей 9 особей имели перьевые украшения на голове (7 чубатых, 1 носочубый и 1 двучубый). У двух особей мы заметили «бантики», образованные курчавыми перьями на шее.

Необычность фенотипического состава, видимо, связана с недавним происхождением населения голубей г. Лабытнанги от одичавших особей домашних пород. В г. Лабытнанги «аберранты» по окраске составляли 77 %. Местными орнитологами и жителями обнаружена тенденция к увеличению голубей сизой и чёрночеканной окрасок и особей без перьевых украшений. Подобную ситуацию наблюдала Н.Ю. Обухова (2001) в г. Южно-Сахалинске. Там в течение 9 лет (с 1982 по 1991 гг.) частота окрасочных «аберрантов» среди сизых голубей снизилась с 75 % до 37% (Обухова, 2001). Следует ожидать, что через сравнительно небольшой промежуток времени, возможно, через несколько лет, подобное изменение произойдет и в г. Лабытнанги. Вероятно, с течением времени, среди свободноживущих голубей города Лабытнанги будет увеличиваться число особей, внешне похожих на типичных представителей синантропной формы. Скорее всего, через несколько лет сизые голуби этого города не будут так резко отличаться от сизых голубей других городов.

При обследовании г. Салехарда голуби не были встречены. В поселке Харп, который находится в 31 км к западу от г. Лабытнанги, обнаружено только два синантропных сизых голубя. Один из них был сизой окраски, а другой – чёрночеканной. Вероятно, эти два голубя являются мигрантами и, возможно, залетели в п. Харп из г. Лабытнанги.

Воркута (Республика Коми). Сизые голуби г. Воркуты являются самыми северными из всех изученных нами групп этого вида. По частотам окрасочных морф голуби г. Воркуты (сизые — 13%, чёрночеканные — 59%, «аберранты» — 28%) больше похожи на голубей восточной части Урала и Западной Сибири, чем на голубей востока Европейской части России. По частотам морф выборка из г. Воркуты имеет близкое сходство с выборками из г. Челябинска и г. Сургута (рис. 2). При сравнении воркутинских голубей с голубями из г. Челябинска, г. Полевского, и г. Сургута значимых различий в отношении полиморфизма окраски не обнаружено. Также наблюдается довольно близкое сходство голубей г. Воркуты с голубями заповедника Аркрайм, с. Садовое, г. Каменска-Уральского и г. Тобольска, демонстрируемое результатами кластерного анализа (рис. 2).

3.2. Частоты генов, геногеография и феногеография окраски оперения

Частота гена является одной из важнейших характеристик популяции. Наблюдая за этим параметром во времени и (или) в пространстве, мы получаем воз-

возможность количественной оценки протекания генетического процесса в популяции под действием определённых внешних и внутренних факторов (Алтухов, 1989). У синантропных сизых голубей существует определённая степень положительного ассортативного скрещивания по признаку окраски оперения (Обухова, 1982; Ксенц, Москвитин, 1983; Экологические особенности..., 1996; Ваничева, 1997). Это указывает на то, что в популяции голубей частота гетерозиготных особей ниже, а гомозиготных — выше, чем ожидаемое при неизбирательном скрещивании. Кроме того, при ассортативном скрещивании частота особей с рецессивно-наследуемым признаком выше в популяции, чем при неизбирательном скрещивании. Поэтому в этом отношении популяции, в которых проявляется положительное ассортативное скрещивание, в какой-то мере подобны инбредным популяциям. С учётом этой особенности, для вычисления суммы частот аллелей «чеканности» крыла (C , C^1) в обследованных популяциях нами была использована формула Райта (Меттлер, Грегг, 1972; Динамика популяционных..., 2004). У сизых голубей признак «чеканность» крыла встречается среди особей основных, красной и пегой окрасочных морф. Нами было замечено, что частоты черночеканных голубей внутри основных морф, красночеканных — среди красной морфы и чёрночеканно-пегой в объединённой группе чёрночеканно-пегих и сизо-пегих для голубей каждого населённого пункта принимают одинаковые или близкие значения. Наиболее хорошо такое заметно для относительно больших выборок (более 400 особей). Ожидаемые значения частот совпадают или принимают довольно близкие значения с наблюдаемыми, полученными в ходе учётов. Это указывает на то, что положительная ассортативность скрещивания, вероятно, проявляется в одинаковой степени внутри основных морф, красной морфы, и в группе сизо-пегие + чёрночеканно-пегие в отношении признаков «чеканности» и «поясности». Вычисленные нами значения коэффициента Спирмена доказывают справедливость этого соотношения: r (чёрночеканные и красночеканные) = 0.722, $p < 0.001$; r (чёрночеканные и чёрночеканно-пегие) = 0.895, $p < 0.001$; r (красночеканные и чёрночеканно-пегие) = 0.690, $p < 0.001$.

По изменчивости частот морф в пространстве на всей территории района исследований нами была выявлена отрицательная корреляция между пегой и чёрночеканной окрасками ($r = -0.748$; $p < 0.001$). Положительная корреляция обнаружена в парных сравнениях: пегие и сизые ($r = 0.372$; $p < 0.01$), пегие и красные ($r = 0.353$;

$p < 0.01$), пегие и меланисты ($r = 0.630$; $p < 0.001$), пегие и прочие ($r = 0.584$; $p < 0.001$). При отдельном рассмотрении голубей европейской и азиатской части не во всех случаях были выявлены достоверные данные по корреляции частоты пегих с частотами других окрасочных морф. Подобные закономерности были характерны и для других окрасочных морф. Полученные результаты отражают различия в частотах окрасочных морф между голубями востока Европейской части России и запада Северной Азии.

В итоге, при обобщении всех данных, полученных в ходе изучения географической изменчивости окрасок синантропных сизых голубей, нами были обнаружены различия в проявлении полиморфизма окраски между голубями населённых пунктов европейской и азиатской частей региона исследований. Наличие различий в фенотипическом составе по разные стороны Уральских гор указывает на то, что, вероятно, генетический обмен между европейскими и азиатскими голубями не происходит или обмен этот очень незначителен. По Оренбуржью заметно выравнивание фенотипического состава. Голуби п. Акбулак и г. Кувандык имеют несколько повышенную долю «абберантов» по сравнению с голубями остальных населённых пунктов Оренбургской области и голубями Башкортостана, Удмуртии, г. Кирова и г. Перми. В этом отношении группировки голубей п. Акбулак и г. Кувандык занимают промежуточное положение между голубями европейской и азиатской частей обследованного региона. Это говорит о том, что, по-видимому, через Оренбуржье осуществляется генетический обмен между европейскими и азиатскими популяциями сизых голубей. Уральские горы покрыты лесами, а в Оренбургской области отсутствуют лесные массивы относительно большой протяжённости. Сизый голубь избегает лесистых мест (Goodwin, 1959), вероятно, благодаря этому голуби западной и восточной частей обследованного региона имеют различный фенотипический состав.

Существование различий между голубями востока Европейской части России и запада Северной Азии, возможно, определяется какими-либо факторами внешней среды. Между западной и восточной частями Урала имеются климатические различия. С западной стороны климат более мягкий, тёплый и влажный, а с восточной – более сухой, холодный и к тому же с более резкими перепадами (Борисов, 1977; Российская Федерация: Урал, 1969). Эти климатические различия мог-

ли быть причиной отличий фенотипического состава сизых голубей Предуралья и западной части Урала от голубей восточной части Урала и Западной Сибири. В таком случае, если бы действительно существовала жесткая зависимость полиморфизма окраски птиц от климатических условий, то должны ещё были обнаружиться различия между южной и северной частями обследованной территории.

Существование определённого устойчивого соотношения морф у голубей каждого населённого пункта может определяться особенностями генетического состава населения голубей. В недавно возникших населенных синантропных сизых голубей этот состав в момент возникновения должен обеспечиваться генофондом основателей. В дальнейшем любое изменение частот окрасочных морф, произошедшее под влиянием избирательно истребляющего фактора, будет сохраняться (в относительно малочисленных группах голубей, изменения частот морф, наверное, могут быть вызваны случайными причинами).

Мы выдвигаем несколько предположений для интерпретации различий в фенотипическом составе населений сизых голубей из разных населённых пунктов. Существование обнаруженных различий по соотношениям частот окрасочных морф может обеспечиваться несхожестью климатических условий, отдельными экологическими особенностями особей каждой морфы и индивидуальным генетическим составом населения *Columba livia* данного города или села, определяемым генофондом основателей, случайными сдвигами частот генов и временем существования населения птиц. Не исключается возможность совмещенного действия всех перечисленных факторов. В целом можно полагать, что индивидуальное соотношение морф у голубей каждого населённого пункта обеспечивается уникальным сочетанием факторов в этом пункте.

ГЛАВА 4. ЧАСТОТЫ ОКРАСОЧНЫХ МОРФ ВО ВРЕМЕНИ

Мы проводили регулярные сезонные учёты в трёх городах Урала: в Челябинске, Екатеринбурге и в Каменске-Уральском. В течение 2005–2007 гг. в каждом из этих городов было выполнено по три зимних и три летних учёта. Каждый раз учёты голубей проводились по одному и тому же маршруту. Во всех трёх обследованных городах не наблюдалось резких изменений частот окрасочных фенотипов, и результаты зимних учётов почти совпадали с летними, или слабо отличались от

них. Различия незначимы между всеми выборками, взятыми в разное время в одном и том же городе.

ГЛАВА 5. СРАВНЕНИЕ ГОЛУБЕЙ ИЗ РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ ГОРОДА

В течение трёх лет — с января 2005 г. по август 2007 г. в разных местах г. Челябинска, г. Екатеринбурга и г. Каменска-Уральского проводились исследования по изучению полиморфизма окраски голубей. Полученные результаты показывают, что группировки голубей из разных частей города могут обладать индивидуальной динамикой частот окрасочных морф во времени. И между голубями из разных районов одного города могут существовать некоторые различия по соотношениям окрасочных морф. Различия эти в большинстве случаев незначимы, что указывает на то, что благодаря относительно высокой мобильности голубей обеспечивается генетический обмен между группами голубей из разных частей города.

Характер изменчивости частот окрасочных морф может определяться влиянием численности сизых голубей в данном районе, а также влиянием каких-то других факторов. Этими другими факторами, скорее всего, могут быть следующие: миграции голубей в пределах города и полёты на поля в летнее время, «капризы» генетического дрейфа и различные направления отбора, вызванные локальными особенностями среды на каждом из участков.

ГЛАВА 6. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА В РАЗНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУППАХ СИЗЫХ ГОЛУБЕЙ

Исследования проводили в шести городах: Стерлитамак, Уфа, Магнитогорск, Челябинск, Екатеринбург и Сургут. Сравнение зерноядов и собирателей из г. Стерлитамака не выявило значимых различий. Подобное было выявлено при сравнении собирателей и мусорщиков из г. Уфы, из г. Магнитогорска, и из г. Сургута. У голубей г. Уфы различия были значимы при проведении сравнений между собирателями и зерноядами ($\chi^2=6.913$; $df=2$; $p<0.05$) и между мусорщиками и зерноядами ($\chi^2=6.839$; $df=2$; $p<0.05$).

В г. Челябинске и г. Екатеринбурге наблюдения по полиморфизму проводили по два раза в год в течение трёх лет (2005–2007 гг.). Сравнения результатов всех учётов голубей, проведённых в г. Челябинске, показали, что частоты окрасочных морф в каждой из трофических групп были подвержены небольшим колебаниям.

При этом не наблюдалось того, чтобы частота какой-либо из морф была всегда выше в одной трофической группе и ниже в другой. Сравнения голубей разных трофических групп в одно время выявили значимые различия только в одном случае из шести, в январе 2007 г. ($\chi^2=6.413$; $df=2$; $p<0.05$).

В г. Екатеринбурге за период проведения наблюдений среди собирателей частота сизой морфы летом была выше, чем зимой. Среди мусорщиков сизой окраски наблюдалась обратная закономерность. Динамика частоты чёрночеканной морфы среди мусорщиков имела сходство с динамикой частоты сизой морфы среди собирателей. В сезонной динамике особей уклоняющихся окрасок не было обнаружено каких-либо закономерностей ни в одной из трофических групп голубей. Статистические сравнения выборок голубей из разных трофических групп ни в одном случае не выявили значимых различий.

ВЫВОДЫ

1. Частоты окрасочных фенотипов в выборках сизых голубей востока Европейской части России достоверно отличаются от соответствующих показателей в выборках с запада Северной Азии.
2. Не выявлено сезонных изменений частот окрасочных фенотипов у голубей в крупных городах Урала.
3. Внутрипопуляционные группировки сизых голубей из разных частей крупного города могут обладать индивидуальной динамикой частот окрасочных морф во времени.
4. Отсутствуют различия по частотам окрасочных морф между голубями из трофических групп собирателей и мусорщиков.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Рязанова Л.А. Гены и голуби: учеб.-метод. пособие / Л.А. Рязанова, Р.М. Салимов. Челябинск: Изд-во ЧГПУ, 2000. 106 с.
2. Рязанова Л.А. Использование выставок домашних животных для развития основных понятий и законов генетики / Л.А. Рязанова, Р.М. Салимов // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий. Сборник материалов, посвященных 125-летию Казанского государственного педагогического университета — Казань, 2002. — С. 337–338.
3. Рязанова Л.А. Полиморфизм по окраске у синантропных сизых голубей г. Челябинска и области. Возможные адаптационные механизмы его поддержания / Л.А. Рязанова, Р.М. Салимов // Вестник ЧГПУ. — Челябинск: Изд-во ЧГПУ, 2005. Сер. 4. Естественные науки. — С. 169–174.
4. Салимов Р.М. Окрасочный полиморфизм у синантропных сизых голубей г. Челябинска / Р.М. Салимов // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых. Екатеринбург, 2004. — С. 220–221.
5. Салимов Р.М. Окрасочный полиморфизм сизых голубей в городах Челябинск, Екатеринбург и Сургут / Р.М. Салимов // Экология: от генов до экосистем. Материалы конференции молодых ученых, 25–29 апреля 2005 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005а. — С. 255–258.
6. Салимов Р.М. Окрасочный полиморфизм сизых голубей в уральских городах Челябинск, Каменск-Уральский и Екатеринбург / Р.М. Салимов // Фальцфейнівські читання. Збірник наукових праць. Том II. Херсон, 2005б. — С. 114–117.
7. Салимов Р.М. Полиморфизм окраски сизых голубей г. Челябинска / Р.М. Салимов // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия. Тезисы докладов и материалы V региональной конференции. Оренбург, 2005в. — С. 184–185.

Подписано в печать 02.09.2008 г. Формат 60х84 1/16
Усл. печ. л. 1,0 Бумага «Гознак». Тираж 100 экз. Заказ № 137

Отпечатано на ризографе института «УралНИИпроект РААСН»
620075, г. Екатеринбург, пр. Ленина, 50 А. Тел. (343) 350-66-88
Лицензия № Д 831989 от 29.01.2007 г.

КОНТРОЛЬНЫЙ ЛИСТОК
СРОКОВ ВОЗВРАТА

--	--